

COMPORTAMIENTO DE LÍNEAS S₃ DE TRIGO DERIVADAS DE POBLACIONES MEJORADAS POR SELECCIÓN RECURRENTE

PERFORMANCE OF S₃ WHEAT INBRED LINES DERIVED FROM POPULATIONS IMPROVED BY RECURRENT SELECTION

Ignacio Benítez Riquelme¹

¹ Colegio de Postgraduados, Instituto de Recursos Genéticos y Productividad. Km. 36.5 Carr. México-Texcoco. C.P. 56230 Montecillo, Estado de México. Tel. y Fax: (01) 5952-0200, ext. 1524. Correo electrónico: riquelme @ colpos.colpos.mx.

RESUMEN

Se evaluó el efecto de la selección recurrente para mejorar el rendimiento de grano en una población de trigo (*Triticum aestivum* L.). El esquema de selección involucró la selección individual en S₀, combinada en S₁, familiar en S₂ y la recombinación de estas últimas. La ganancia genética de la selección se estimó con la prueba en campo de 10 líneas S₃ seleccionadas en cada uno de los ciclos C₀, C₁, C₂ y C₃. La respuesta a la selección para rendimiento de grano fue de 14.4 % por ciclo de selección, equivalente a 217 kg ha⁻¹ año⁻¹. El aumento del rendimiento de grano de C₀ a C₁ de 414 kg ha⁻¹, de C₁ a C₂ de 215 kg ha⁻¹ y de C₂ a C₃ de 739 kg ha⁻¹, se asoció a un incremento significativo en el número de espigas por metro cuadrado, de espiguillas por espiga, de la tasa de llenado de grano y del aumento en la duración del ciclo de la planta (110 días en C₀ a 113 días en C₃). La heredabilidad y la varianza genética para rendimiento de grano en C₃ continuaron altas, lo cual sugiere ganancias en posteriores ciclos de selección.

Palabras clave adicionales. *Triticum aestivum* L., ganancia genética, heredabilidad, rendimiento de grano.

SUMMARY

The effect of a recurrent selection procedure for improving grain yield in a wheat (*Triticum aestivum* L.) population was evaluated. The recurrent selection scheme incorporated S₀ single-plant selection, S₁ combined selection, S₂ family selection and selected S₂ lines recombination. Genetic progress from selection was estimated by field testing of 10 selected S₃ lines from each cycles (C₀, C₁, C₂, and C₃). Selection gain for grain yield was 14.4 % per selection cycle, equivalent to 217 kg ha⁻¹ year⁻¹. Yield improvement of 414 kg ha⁻¹ from C₀ to C₁, 215 kg ha⁻¹ from C₁ to C₂ and 739 kg ha⁻¹ from C₂ to C₃, was mainly associated to a significant increases in the number of spikes per square meter, spikelets per spike, grain filling rate, and maturity date (110 days in C₀ to 113 days in C₃). In C₃, broad-sense heritability and genotypic variance for grain yield remained high, suggesting further gains in future selection cycles.

Additional index words. *Triticum aestivum* L., genetic gain, heritability, grain yield.

INTRODUCCIÓN

Uno de los objetivos de la selección recurrente es desarrollar poblaciones con alta frecuencia de líneas superiores que sirvan como progenitoras de una nueva población o como candidatas para ser liberadas como variedades mejoradas. Con la selección recurrente el desarrollo de poblaciones es cíclico, y su eficiencia se apoya en el reciclamiento de genes selectos y el incremento de su frecuencia (Dudley, 1984). En cereales autógamos este reciclamiento convencionalmente se hace por pedigrí, recombinando en cada ciclo de selección progenitores altamente homocigóticos (Skovmand y Rajaram, 1990). Las limitantes en este caso, son las reducidas variabilidad genética y de recombinación, debido al escaso número de progenitores cruzados y a la rápida formación de bloques de ligamiento generados por la autofecundación (Jensen, 1970); otro inconveniente, es el tiempo prolongado que se requiere para completar un ciclo de selección recurrente (Villasenor, 1996).

Como alternativa para favorecer el proceso de recombinación e incremento de la variabilidad genética de poblaciones autógamas, se ha sugerido el cruzamiento fraternal o mesofraternal de las unidades seleccionadas en generaciones filiales, a realizarse tal y como se hace en las plantas alógamas (Hallauer, 1986). Sin embargo, la eficiencia de la selección para caracteres cuantitativos en generaciones tempranas (S₀-S₂) de cereales de grano pequeño es aún tema en controversia (Weber, 1984). Se consideran como factores limitantes: la falta de control de la heterogeneidad del suelo y de la medición de la interacción genotipo por ambiente (Johnson y Frey, 1967), la falta de correspondencia entre las bajas densidades de plantas usadas en los lotes de selección con las altas densidades al nivel de líneas (Nass, 1978), y la

posible heterosis atribuible a efectos de dominancia, epistasis y desequilibrio de ligamiento (Cockerham, 1983).

Tomando en cuenta lo anterior y con el propósito de incrementar la eficiencia de la selección en generaciones tempranas, Benítez (1996) desarrolló un esquema de selección recurrente en trigo (*Triticum aestivum* L.) en tres fases: selección individual en plantas S₀, selección combinada entre y dentro de familias S₁, y selección familiar en S₂. Una estación de cultivo adicional es requerida para la recombinación de las líneas S₂ seleccionadas. Este esquema implica la disminución progresiva de los efectos de dominancia, debido a la incorporación de tres generaciones segregantes; el aumento en la precisión experimental al utilizar siembra densa, repeticiones y localidades de prueba de familias S₁ y S₂; y la medición de la interacción genotipo por ambiente.

En la región de los Valles Altos de la Mesa Central de México se pueden lograr dos estaciones de cultivo de trigo por año; en estas circunstancias, un ciclo completo de selección del esquema propuesto por Benítez (1996) tomaría dos años. Con el objeto de probar dicha metodología para incrementar el rendimiento de grano en trigo, se practicaron de 1992 a 1997 tres ciclos de selección recurrente a partir de una población panmíctica de poliacruzas, y de cada uno de los ciclos de selección C₀ a C₃ se obtuvieron líneas S₃ con las que, en el presente estudio, se midió la respuesta a la selección y los cambios en la varianza genética para rendimiento de grano y otros caracteres relacionados.

MATERIALES Y MÉTODOS

La población base (C₀) se obtuvo en 1992 a partir del cruzamiento de 10 familias F₃ de trigo seleccionadas por su comportamiento *per se* para rendimiento de grano (Benítez, 1996). Los progenitores que dieron origen a dichas familias fueron: Parula "S", VEE#6, Verano S91, PUN "S", W476, BOW "S", MAY/NAL y TLS97.

La Figura 1 muestra el procedimiento general seguido para la obtención de poblaciones y líneas en cada ciclo de selección recurrente. En plantas S₀ la selección fue visual, mientras que en las familias S₁ y S₂ la selección se hizo por rendimiento de grano complementado con un índice de selección que involucró la fertilidad y uniformidad de la espiga, número de espigas por metro cuadrado, altura de planta, días a floración y días a madurez fisiológica.

Benítez (1996) aporta mayores detalles del procedimiento seguido en campo con el primer ciclo de selección, denominado C₁S₀, que fue obtenido en el ciclo de cultivo de Verano de 1995.

Para iniciar la selección recurrente, se sembraron 4000 plantas de la población C₀S₀ en distancias espaciadas y con competencia completa, en un arreglo típico de un lote de selección masal estratificada de Gardner (1961), con 40 sublotos de 100 plantas cada uno. Las cinco plantas con mejor aspecto agronómico y rendimiento de grano de cada sublote fueron las seleccionadas.

Las 200 familias S₁ que se derivaron de la selección individual en S₀ fueron evaluadas en ensayos con dos repeticiones en dos ambientes, en un surco por familia; en una repetición 20 plantas de cada familia se dispusieron en forma espaciada. En la cosecha, con base en el promedio de ambientes, se seleccionaron las mejores 40 familias y dentro de ellas, en la repetición de plantas espaciadas, las cinco plantas de mayor rendimiento. Las 200 familias S₂ obtenidas, se evaluaron en igual forma que en S₁. A la floración y con el promedio de cada ambiente, se seleccionaron las mejores 10 familias S₂, mismas que fueron recombinadas mediante cruza masiva en este mismo ciclo de cultivo, para formar con su semilla de cruza la población C₁S₀ de primer ciclo de selección.

En los ciclos de selección C₂S₀ y C₃S₀, que se obtuvieron durante los veranos de 1995 y 1997, respectivamente, la selección de las mejores 10 familias S₂ se hizo con base en el rendimiento de grano y del índice antes mencionado, tal y como se practicó con líneas S₁. La recombinación de familias S₂ fue con semilla remanente y realizada en la estación de cultivo siguiente a la selección de las familias S₂.

Las 10 familias progenitoras de C₀S₀, C₁S₀, C₂S₀ y C₃S₀ en su generación S₃ fueron evaluadas en ensayos convencionales de rendimiento en tres localidades. El diseño experimental fue uno de bloques completos al azar con dos repeticiones. La parcela experimental fue de cuatro surcos espaciados a 30 cm y de 2 m de largo y sembrada a una densidad de 250 semillas por metro cuadrado. La siembra fue el 24 de junio de 1997 en la localidad de Montecillo (M1); el 27 de junio en la localidad de Tecamac (T1), y el 4 de diciembre del mismo año, con riego, en la localidad de Montecillo (M2). La fertilización, al igual que en los lotes de selección, fue con la fórmula 80N-40P-0K aplicada al momento de la siembra.

Los datos tomados en cada parcela en las tres localidades fueron: días a floración a 50 % de antesis (DF), altura de planta en centímetros (AP), número de espiguillas por espiga (EE), número de espigas por metro cuadrado (EM), y rendimiento de grano (R) de los dos surcos centrales de cada parcela, en gramos y ajustado a 13 % de humedad. Los datos: días a madurez fisiológica a 80 % de espigas con el raquis seco (DM), longitud de espiga en cm (LE) y tasa de llenado de grano [$TG=R/(DM-DF)$], solamente se tomaron en la localidad M1. Para cada variable, se realizó un análisis de varianza por localidad y uno combinado de localidades para las líneas progenitoras de C₀, C₁, C₂ y C₃. Las pruebas de F fueron hechas considerando todos los efectos aleatorios, excepto localidades. Mediante los componentes de varianza, y tomando como base el comportamiento medio de las 10 líneas progenitoras de cada ciclo de selección (Comstock y Robinson, 1952), se calculó la varianza fenotípica (σ^2_p), genotípica (σ^2_g) y heredabilidad en sentido amplio ($H^2 = \sigma^2_g / \sigma^2_p$) para cada ciclo y variable. En cada caso, $\sigma^2_p = \sigma^2_g + \sigma^2_{GE}/a + \sigma^2_E/ra$, donde: r = número de repeticiones, a = número de localidades, σ^2_{GE} = varianza de interacción genotipo por ambiente y σ^2_E = varianza ambiental. Con la media de cada ciclo y variable, se calculó el avance genético por ciclo de selección y por año (ΔG), con la formula: $\Delta G = (b_i/C_0)100$, donde b_i es el coeficiente de regresión lineal simple de la media de cada variable sobre el número de ciclos de selección.

RESULTADOS

Los análisis estadísticos tomando como factores de variación a las tres localidades, los cuatro ciclos de selección (poblaciones) y las 10 familias progenitoras de cada población, mostraron para los caracteres medidos, que la cantidad de varianza debida a localidades fue mayor que la de poblaciones, y ésta mayor que la de familias dentro de poblaciones (Cuadro 1). En todos los ca-

racteres la interacción genotipo por ambiente no fue significativa, por lo que los resultados se presentan con base en el promedio de localidades, al esperarse en cada localidad un comportamiento paralelo de poblaciones y probablemente de líneas dentro de poblaciones. En el Cuadro 2 se presentan las 10 líneas progenitoras con mayor rendimiento de grano, de las 40 evaluadas; de las 10, sólo una fue progenitora del segundo ciclo de selección, las restantes lo fueron del tercer ciclo. El comportamiento de medias por población para rendimiento de grano, mostró un incremento significativo ($p \leq 0.05$) con el avance de los ciclos de selección: 414, 215 y 739 kg ha⁻¹ del ciclo C₀ al C₁, del C₁ al C₂ y del C₂ al C₃, respectivamente. En promedio, dicha ganancia fue de 14.4 % por ciclo de selección (Cuadro 3), equivalente a 433 kg ha⁻¹. Por año, la ganancia fue de 7.2 %, equivalente a 217 kg ha⁻¹ año⁻¹.

La altura de planta y la longitud de espiga no se modificaron significativamente con la selección, aunque la segunda variable mostró tendencia al aumento (Cuadros 2 y 3). Los días a floración y a madurez fisiológica aumentaron significativamente a razón de un día por ciclo de selección (1.07 y 1.05 días, respectivamente) pasando el primero de 61 a 64 días de C₀ a C₃, y el segundo de 110 a 113 días para los mismos ciclos. Como consecuencia del igual periodo de llenado de grano en las poblaciones y del incremento significativo del rendimiento de grano en las líneas progenitoras de los ciclos avanzados de selección, la tasa de llenado de grano respondió en igual forma que el rendimiento de grano (11.48 % por ciclo de selección).

Cuadro 1. Cuadros medios (CM), grados de libertad (GL) y coeficiente de variación (CV, en %) del análisis de varianza combinado para cinco caracteres de trigo, Montecillo y Tecamac, Estado de México.

Clases	GL	CM				
		AP	DF	EE	EM	R
Localidades (A)	2	2154.3**	90.0**	37.4	277537.3*	1430289.2**
Repeticiones/A	3	100.1	1.7	17.7	11654.8	36154.3
Poblaciones (P)	3	716.3*	57.5**	6.9*	19887.1	216300.4*
Líneas/P	36	269.7**	29.3**	4.4	19555.4*	18000.8*
A x P	6	67.5	0.5	5.6	20131.8	19586.0
Error	189	32.1	3.2	2.1	11779.4	12649.6
CV(%)		6.6	2.8	10.4	18.6	24.6

*. ** Significativo con $p \leq 0.05$ y $p \leq 0.01$, respectivamente; AP= Altura de planta; DF= Días a floración; EE= Espiguillas por espiga; EM= Espigas por metro cuadrado; R= Rendimiento de grano por parcela.

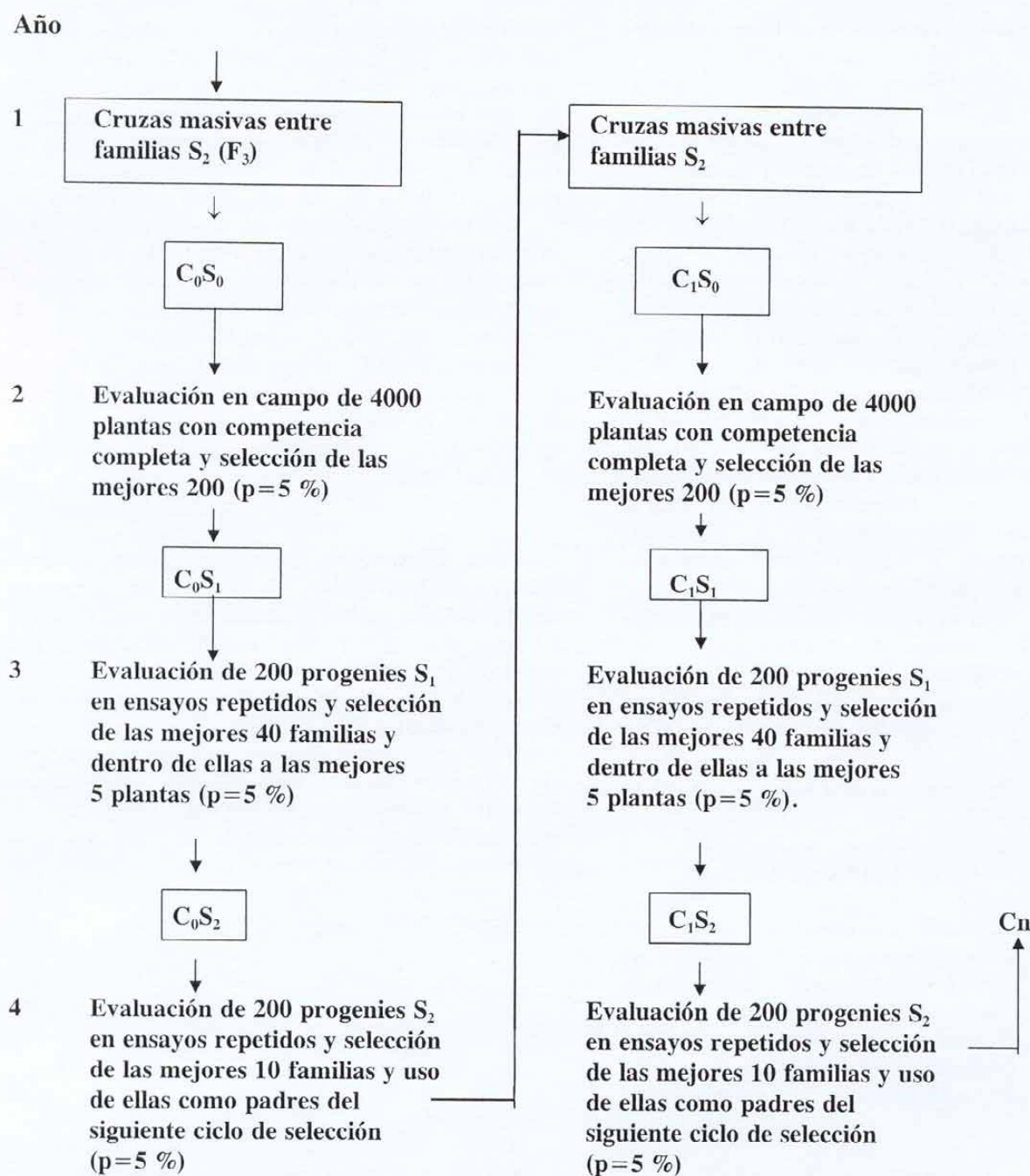


Figura 1. Esquema de selección recurrente para el desarrollo de poblaciones y líneas mejoradas de trigo

BENÍTEZ

Cuadro 2. Características de las 10 familias S₃ de más alto rendimiento en todos los ciclos de selección, y media y amplitud de las familias progenitoras de las poblaciones C₀, C₁, C₂ y C₃ en promedio de tres localidades.

Genotipo	R (t ha ⁻¹)	AP (cm)	EM	DF	EE	LE [†] (cm)	DM [†]	TG [†] (g día ⁻¹)
7C ₃ S ₃	5.28	99	750	64	13.5	11.0	112	9.2
1C ₃ S ₃	4.98	88	717	62	14.5	9.0	109	12.4
3C ₃ S ₃	4.73	77	571	61	13.7	8.5	111	11.6
9C ₃ S ₃	4.48	79	609	62	13.5	9.0	114	10.6
10C ₃ S ₃	4.46	89	527	60	13.2	9.5	114	8.6
6C ₃ S ₃	4.24	94	512	60	14.5	10.0	106	11.8
8C ₃ S ₃	4.18	90	572	64	13.0	10.0	115	8.5
9C ₃ S ₃	4.11	85	581	61	14.0	10.0	111	10.8
4C ₃ S ₃	4.02	98	630	71	17.0	9.0	122	8.8
2C ₃ S ₃	4.00	73	667	65	14.5	9.0	114	10.5
Media	4.45	87	613	63	14.1	9.5	113	10.3
C ₀	3.01	87	550	61	13.0	8.8	110	7.5
Amplitud	2.50-3.85	79-90	530-680	59-67	11.5-14.9	7.0-9.7	109-115	4.7-10.9
C ₁	3.42	88	577	61	13.6	8.7	110	7.6
Amplitud	2.61-4.00	80-99	517-643	60-65	11.7-14.5	7.8-9.5	110-112	4.5-10.8
C ₂	3.64	85	570	63	14.4	9.4	112	7.8
Amplitud	3.19-4.48	79-89	527-609	60-70	13.0-15.7	8.5-10.3	110-114	5.6-10.6
C ₃	4.38	87	604	64	14.1	9.5	113	10.3
Amplitud	3.77-5.28	73-99	512-750	60-71	13.0-17.0	8.5-11.0	106-122	8.5-12.4
DMSH [†]	0.40	2.5	47	1	0.8	0.8	1.5	1.4

[†] Carácter medido sólo en la localidad M1. [†] Prueba de diferencia entre líneas al 5 %. R= Rendimiento de grano; AP= altura de planta; EM= espigas por metro cuadrado; DF= días a floración; EE= espiguillas por espiga; LE= longitud de espiga; DM= días a madurez fisiológica; TG= tasa de llenado de grano.

Cuadro 3. Coeficientes de regresión lineal (B_i) de la media por ciclo sobre el número de ciclos de selección y ganancias genética en por ciento por ciclo de selección (ΔG) y por año (ΔG año⁻¹), para seis caracteres de trigo. Análisis combinado.

Carácter	B _i	(ΔG)	(ΔG año ⁻¹)
Rendimiento de grano (t ha ⁻¹)	0.433*	14.385	7.198
Altura de planta (cm)	-0.302	-0.345	-0.173
Espigas por metro cuadrado	17.501*	3.182	1.591
Días a floración	1.107*	1.815	0.908
Espiguillas por espiga	0.410*	3.154	1.577
Longitud de espiga (cm) [†]	0.280	3.182	1.591
Días a madurez [†]	1.105*	1.004	0.502
Tasa de llenado de grano (g día ⁻¹) [†]	0.861*	11.480	5.740

[†] Carácter medido sólo en la localidad M1, * Significancia estadística (α ≤ 0.05)

Cuadro 4. Estimaciones de la varianza genética (σ²_G) y de heredabilidad en sentido amplio (H²) para rendimiento de grano y otros siete caracteres medidos en las líneas progenitoras de C₀ a C₃. Promedio de tres localidades.

Carácter	C ₀		C ₁		C ₂		C ₃	
	σ ² _G	H ²	σ ² _G	H ²	σ ² _G	H ²	σ ² _G	H ²
Altura de planta	30.80	0.87	29.70	0.80	22.30	0.79	26.60	0.83
Días a floración	2.83	0.93	2.10	0.86	2.60	0.78	2.20	0.72
Espiguillas por espiga	0.52	0.56	0.43	0.53	0.32	0.47	0.42	0.55
Espigas por m ²	1110.20	0.45	825.10	0.42	720.90	0.29	972.70	0.34
Rendimiento de grano	1850.30	0.37	1495.00	0.43	1057.50	0.27	1610.90	0.32
Longitud espiga [†]	0.57	0.40	0.38	0.40	0.37	0.40	0.52	0.38
Días madurez [†]	7.40	0.87	4.93	0.80	4.18	0.84	6.28	0.92
Tasa llenado de grano [†]	3.31	0.67	3.28	0.62	2.21	0.57	1.98	0.39

[†] Medida sólo en la localidad M1.

COMPORTAMIENTO DE LÍNEAS S_3 DE TRIGO

El número de espiguillas por espiga también se incrementó significativamente con la selección (3.15 % por ciclo de selección), al igual que el número de espigas por metro cuadrado (3.18 % por ciclo).

Las estimaciones de componentes de varianza de las líneas progenitoras de cada ciclo de selección, para rendimiento de grano y para los otros caracteres se muestran en el Cuadro 4. Las mayores varianzas fueron para las líneas del ciclo C_0 en relación con las estimadas para los otros tres ciclos de selección. La varianza genética para rendimiento de grano disminuyó 19.2 % del ciclo C_0 al ciclo C_1 , 29.2 % de C_1 al C_2 y aumentó 52.3 % del ciclo C_2 al ciclo C_3 . El patrón de cambio en la varianza genética de la mayoría de los caracteres restantes, excepto para días a floración y tasa de llenado de grano, fue similar al observado para rendimiento de grano. Para los días a floración y la tasa de llenado de grano la varianza genética disminuyó en el tercer ciclo de selección.

Las estimaciones de heredabilidad (HC) variaron de 0.27 a 0.93; los valores menores fueron para rendimiento de grano y número de espigas por metro cuadrado, y los mayores para días a floración, días a madurez y altura de planta. En general, la heredabilidad decreció de C_0 a C_2 en todos los caracteres medidos; la reducción varió de 9.1 % a 35.5 % en el ciclo C_2 comparado con C_0 . La mayor disminución de H^2 fue en el número de espigas por metro cuadrado, seguida del rendimiento de grano; sin embargo, en estas dos variables la heredabilidad y la varianza genética incrementaron su valor al pasar de C_2 a C_3 .

DISCUSIÓN

No obstante que la selección para caracteres de baja heredabilidad en generaciones tempranas de cultivos autógamos es considerada inefectiva (Weber, 1984), el procedimiento de selección recurrente propuesto para aplicarse en trigo, fue efectivo para mejorar el rendimiento de grano y para generar genotipos superiores S_3 , para su posible desarrollo varietal.

Teóricamente, la parte aditiva de la varianza genética es menor en generaciones tempranas comparada con la de las generaciones posteriores; en consecuencia, se espera menor respuesta a la selección en las primeras que en las segundas. Así, al incluir las generaciones S_0 , S_1 y S_2 en la selección, se persiguió en primer lugar, mejorar la eficiencia de la respuesta de ésta en generaciones tempranas, mediante la disminución progresiva del enmascaramiento de los efectos aditivos por los de dominancia y al bajar los niveles de heterogeneidad y heterocigocidad

de las progenies hasta la generación S_2 . El éxito obtenido en la respuesta a la selección podría ser indicativo de un eficiente manejo y control de los efectos aditivos, aun en generaciones tempranas, situación que ha sido señalada como limitante por investigadores como Cockerham (1983).

En segundo lugar, el éxito de la selección también pudiera ser asociado a la precisión experimental durante el manejo y selección de progenies. Con suficiente semilla S_1 y más aún de semilla S_2 , es posible que se haya logrado medir y obtener resultados agronómicos más exactos del comportamiento genético de las progenies, al poderse valorar su potencial en ambientes, repeticiones y parcelas convencionales para ensayos de rendimiento en siembra densa. La falta de interacción de poblaciones por localidades (Cuadro 1) y de líneas dentro de poblaciones por localidades (dato no mostrado), posiblemente sea el resultado de clasificar en el valor fenotípico, aquel que correspondió a la interacción genotipo por ambiente. De ser así, con la metodología propuesta se puede superar la falta de control de la heterogeneidad de suelo y de la medición de la interacción genotipo por ambiente, ambas señaladas como restrictivas para realizar selección con base en caracteres de baja heredabilidad en generaciones tempranas (Johnson y Frey, 1967; Weber, 1984).

En tercer lugar, como un ciclo completo del esquema de selección practicado terminó con la recombinación genética del material seleccionado (Figura 1), parte de la ganancia genética obtenida para rendimiento de grano de 14.39 % por ciclo de selección, podría explicarse por el intercrucamiento de progenies S_2 . La evidencia de la posible participación de la recombinación en la respuesta a la selección fue la mayor varianza genética obtenida en C_3 con respecto a los ciclos anteriores. Este resultado es congruente con lo señalado por Jensen (1970), ya que la recombinación de progenies con bajo nivel de homocigosis por un buen número de ciclos de selección, permite de manera paulatina y recurrente generar mayor variabilidad por rompimiento de bloques de ligamiento.

El esquema de selección, contando con dos estaciones de cultivo por año, requirió dos años para completar un ciclo de selección. La ganancia fue de 7.2 % por año o 0.217 t ha⁻¹ año⁻¹ (Cuadro 3). Este valor excedió el progreso obtenido vía pedigrí para ambientes análogos a los del estudio (Benítez *et al.*, 1991), en donde la ganancia debida a la introducción y recombinación de nuevas variedades fue por debajo de 0.1 t ha⁻¹ año⁻¹.

La alta ganancia por año se reflejó en la derivación de líneas superiores S_3 , ya que de las diez evaluadas de C_3 ,

nueve fueron las de mayor productividad. El rendimiento de estas líneas S_3 (Cuadro 2) excedió hasta en 1.44 t ha^{-1} a las de los padres de la población C_0 . El rendimiento de las líneas progenitoras de C_1 y de C_2 , aunque significativamente diferente a la de los padres de C_0 , fue más próximo a éste que el de los progenitores de C_3 ; esto es, el mejoramiento genético más sustancial ocurrió en los progenitores de C_3 . Este resultado, sumado al decremento de la varianza genética y al de la heredabilidad en los primeros dos ciclos de selección y su posterior recuperación en C_3 , podría explicarse por el tipo de genes explotados en los primeros y subsecuentes ciclos de selección. Es posible que los genes explotados en los primeros dos ciclos de selección hayan sido de efectos mayores, y a partir del tercero, fueron los de efectos menores. Esta hipótesis tiene apoyo en la caída fuerte de la varianza genética de caracteres de alta heredabilidad respecto a la de caracteres de baja heredabilidad, particularmente al pasar del ciclo C_0 al C_1 y del C_1 al C_2 .

La mayor varianza genotípica para rendimiento de grano en el ciclo C_3 , sugiere ganancias para este carácter en posteriores ciclos de selección. Numerosos estudios en plantas autógamas han confirmado que la varianza genética permanece alta, aún después de varios ciclos de selección recurrente (Hallauer, 1986).

El mejoramiento de rendimiento de grano fue debido principalmente al incremento en el número de espiguillas por espiga, de espigas por metro cuadrado, de la tasa de llenado de grano y de los días a floración (un día por ciclo de selección). La explicación de este resultado podría atribuirse al índice de selección practicado para escoger a los padres de cada ciclo de selección. Este índice, como se mencionó, involucró la fertilidad de la espiga, además del número de espigas por metro cuadrado (Benítez, 1996), y aplicado a plantas o líneas que no superaron a la media de la población para caracteres tales como altura de planta, días a floración y días a madurez fisiológica.

CONCLUSIONES

La selección recurrente en generaciones tempranas de trigo fue efectiva para incrementar el rendimiento de grano 14.4% por ciclo de selección, equivalente a $217 \text{ kg ha}^{-1} \text{ año}^{-1}$ y permitió extraer genotipos superiores S_3 para su posible desarrollo varietal.

El mejoramiento del rendimiento de grano se asoció a un incremento significativo en el número de espigas por metro cuadrado, de espiguillas por espiga, de la tasa de llenado de grano y de los días a floración.

En caracteres cuantitativos, la heredabilidad y la varianza genotípica continuaron siendo altas, particularmente en C_3 , lo cual sugiere ganancias en futuros ciclos de selección.

BIBLIOGRAFÍA

- Benítez R., I. 1996. Selección combinada alternante de líneas S_1 y S_2 e individual en plantas S_0 autofecundadas en trigo. *Agrociencia* 30:523-531.
- Benítez R., I., G. López A., A. Hernández S. y J.D. Molina G. 1991. Rendimiento potencial de variedades de trigo liberadas en México en diferentes épocas. *Agrociencia Serie Fitociencia* 2:39-44.
- Cockerham, C. 1983. Covariances of relatives from self-fertilization. *Crop Sci.* 23:1177-1180.
- Comstock, R.E. and H.F. Robinson. 1952. Genetic parameters, their estimation and significance. *Proc. 6th International Grasslands Congress* 1:284-291.
- Dudley, J.W. 1982. Theory for transfer of alleles. *Crop Sci.* 22:631-637.
- Gardner, C.O. 1961. An evaluation of effects of mass selection and seed irradiation with thermal neutrons on yield of corn. *Crop Sci.* 1:241-245.
- Hallauer, A.R. 1986. Compendium of recurrent selection methods and their application. *Crit. Rev. Plant Sci.* 3:1-33.
- Jensen, N.F. 1970. A diallel selective mating system for cereal breeding. *Crop Sci.* 10:629-635.
- Johnson, G.R. and K.J. Frey. 1967. Heritability of quantitative traits of oats (*Avena spp.*) at varying levels of environmental stress. *Crop Sci.* 7:43-46.
- Nass, H.G. 1978. Comparison of selection efficiency for grain yield in two population densities of spring wheat crosses. *Crop Sci.* 18:10-12.
- Skovmand, B. and S. Rajaram. 1990. Utilization of genetic resources in the improvement of hexaploid wheat. *In: Wheat Genetic Resources: Meeting Diverse Needs.* J.P. Srivastava and A.B. Damania (eds.). John Wiley and Sons. pp: 259-268.
- Weber, W.E. 1984. Selection in early generations. *In: Efficiency in plant breeding.* W. Lauge, A.C. Zeven and N.G. Hogenboom (eds.). *Proc. 10th Congress of Eucarpia.* Pudoc, Wageningen. pp: 72-81.
- Villascñor M., H.E. 1996. Selección recurrente en una población de trigo de apareamiento aleatorio mediante el uso de la androesterilidad. Tesis de Doctor en Ciencias. Colegio de Postgraduados, Montecillo, México. 186 p.